

Szemelvények az európai kainozoós Brachiopoda fauna fejlődéstörténetéből

MTA doktori értekezés tézisei



Dulai Alfréd
Magyar Természettudományi Múzeum

Budapest, 2021

Címlapon balról jobbra:

Thecidellinae n. gen. n. sp., Máucini, Szicília, középső miocén;
Terebratulidae n. gen. n. sp., Doel, Deurgangdok, Belgium, alsó pliocén;
Gisilina n. sp., Capo Milazzo, Szicília, alsó pleisztocén.
Méretarány: 1 mm, 1 cm, 1 mm.

Bevezetés

A brachiopodák a legfontosabb tengeri bentosz szervezetek közé tartoztak a paleozoikumban, és időnként még a mezozoikumban is jelentős szerepet játszottak. A kainozoikumra a kagylók átvették a vezető szerepet a bentosz élővilágban, és a brachiopodák jelentősen háttérbe szorultak. Ennek ellenére a kainozoós lelőhelyeken is rendszeresen előkerülnek a maradványaik, és egészen napjainkig kitartottak mind a sekély, mind a mélytengeri élőhelyeken (több mint 400 recens faj). Helyenként a nagyméretű fajok is gyakoriak lehetnek, de különösen nagy mennyiségben fordulhatnak elő a kisméretű mikromorf fajok, amelyek iszapoltással, vagy oldással szabadíthatók ki az üledékes kőzetekből.

Európa kainozoós Brachiopoda faunáját régóta vizsgálják a kutatók (pl. COLONNA, 1616), de még mindig igen távol vagyunk a teljes ismertségtől, sőt meglepő módon, részben még a megismerés kezdeti, leíró szakaszában vagyunk. A nagyméretű formák túlnyomó részét már felfedezték, és leírták korábban, a megfelelő nemzetségekbe történő besorolásuk azonban gyakran nem történt meg. Így a nagyméretű formák esetében is számos új taxonómiai eredmény érhető el a belső morfológiai tulajdonságok vizsgálatával, és az ezen alapuló generikus besorolással. Az ismerethiány még inkább szembetűnő a mikromorf brachiopodák esetében, mivel ezek részletes tanulmányozását sokszor elhanyagolták pusztán a méretük miatt. Ennek köszönhetően az iszapolt vagy oldott kainozoós minták napjainkban is nagyon sok új taxonómiai eredménnyel szolgálnak, számos új faj és nemzetség leírására adnak lehetőséget.

A vizsgált anyag

Összesen több mint 65.000 európai kainozoós példányt tanulmányoztam és határoztam meg. A vizsgált anyag rétegtani elterjedése a paleocéntől a pleisztocén anyagokig terjed, földrajzilag pedig 17 ország 286 lelőhelyéről származik, nyugatról keletré a Kanári-szigetektől Törökországig, míg északról dél felé Angliától Szicíliáig és Máltáig, sőt pár példány erejéig Észak-Afrikáig.

Munkámat több sikeres OTKA kutatási projekt támogatta [A brachiopodák faunafejlődése Magyarországon a kréta végétől a miocénig (rendszerint, paleoökológia, paleobiogeográfia; 2005–2008); Mezozoós és harmadidőszaki brachiopoda vizsgálatok (2009–2013); Rejtett gazdagság: mezozoós és harmadidőszaki bentosz együttesek (2015–2019)]. Az OTKA támogatásoknak köszönhetően a hazai feltárások mellett volt lehetőségem gyűjteni Ausztriában (Kambühel, Bécsi-medence, paleocén – 2004; Gmunden, Salzkammergut, eocén – 2010) és meglátogattam a bécsi Naturhistorisches Museum gyűjteményét (2007). Szintén OTKA támogatással gyűjthettem két alkalommal Törökországban a Trák-medencében (2011, 2012), az Erdélyi-medencében Kolozsvár környékén (2012), és tanulmányozhattam Máltán Michael Gatt hatalmas oligocén és miocén magángyűjteményét (2013). Isztambulban a saját gyűjtés mellett

Ercan Özcan törökországi eocén mintáit, valamint Mehmet Sakinç törökországi recens mintáinak brachiopodáit is lehetőségem nyílt feldolgozni.

Az Aleksandra Bitnerrel való intenzív együttműködést elsősorban az MTA és a Lengyel Tudományos Akadémia közötti bilaterális együttműködés tette lehetővé (2002–2010). Ennek keretében lehetőségem volt a múzeumi gyűjtemények vizsgálatára Varsóban és Krakkóban, valamint terepbejárásokon vettem részt Lengyelországban és Ny-Ukrajnában. MTA-CNRS bilaterális együttműködés és francia-magyar Tét-pályázat támogatásával voltam több alkalommal Lyonban (2000, 2002, 2003, 2006, 2007, 2009), ahol Pierre Moissette-tel nem csak bryozoás témákban működtem együtt, hanem az általa gyűjtött máltai minták Brachiopoda faunáját is feldolgozhattam. A látogatások során áttekintettem a lyoni egyetemi gyűjteményt, és terepbejárásokon vettem részt a Rhône-völgyben, és a Marseille környéki oligocén-miocén rétegsorok területén. Az EU által finanszírozott Synthesys program keretében elnyert pályázatok révén volt lehetőségem meglátogatni a jelentősebb európai múzeumok kainozoós Brachiopoda gyűjteményeit (Hollandia, Leiden – 2008; Franciaország, Párizs – 2008; Belgium, Brüsszel – 2013; Anglia, London – 2013). Utóbbi három helyen elsősorban a publikált anyagokat néztem át. Leiden viszont kiemelkedő jelentőségű volt abból a szempontból, hogy ott nagy mennyiségű publikálatlan kainozoós Brachiopoda anyagot találtam, melynek feldolgozása a mai napig is folyik.

A múzeumi gyűjtemények mellett hazai és külföldi kollégák és magángyűjtők anyagai is jelentősen hozzájárultak az itt bemutatott kutatásokhoz. Ezek közül kiemelkedők voltak a Kamil Zágórsektől (Prága, Liberec) kapott eocén anyagok. Olaszországból nagyon sok miocén, pliocén, pleisztocén és recens Brachiopodát kaptam Bruno Dell'Angelo (Genova) kollégától. Giulio Pavia (Torinó) professzor észak-olaszországi miocén és pliocén anyagokat küldött. Az utóbbi időkben Andrea Di Cencio, Simone Casati és Alberto Collareta örvendeztetett meg számos toszkánai pliocén Lingulidával. Michał Stachacz (Krakkó) egy új *Argyrotheca* fajt tartalmazó lengyelországi miocén anyagot, Eric Sadorf (Észak-Karolina) amerikai eocén és oligocén brachiopodákat adományozott számomra. Harald Lobitzer, Ferdinand Estermann és Karl Bösendorfer az ausztria gyűjtésekben segített. Ercan Özcan és Less György a Trák-medencei eocén mintáikat, Pierre Moissette (Lyon) és Michael Gatt (Mdina) a Máltán gyűjtött anyagaikat osztották meg velem. Joseba Baeza-Carratalá a spanyolországi miocén (Guadix-medence) anyagát, Nicolae Triff (Nagyszeben) az erdélyi eocén brachiopodáit dolgozta fel velem. Thomas Baumiller (Ann Arbor) bécsi-medencei miocén, míg Fritz von der Hocht (Kerpen) németországi oligocén és miocén brachiopodákat küldött. A kiváló leideni kapcsolatok révén továbbra is rendszeresen jutnak el hozzám feldolgozandó anyagok, mind a Naturalis Múzeumban dolgozó kollégáktól (Arie W. Janssen, Frank Wesselingh), mind a velük együttműködő magángyűjtőktől [Ben G. Roest Tetti Borelli gyűjteménye; Henk Mulder és Stef Mermuys spanyolországi pliocén (Estepona) és franciaországi miocén (Sceaux-d'Anjou) anyaga; Renate Helverda, Marlen Schouten és Jaap van der Vaart északi-tengeri miocén Discinidae példányai; Peter Moerdijk, Freddie van Nieulande és Harry Raad miocén és pliocén terebratulidái]. A hazai magángyűjtők közül kiemelhető Evanics Zoltán bakonyi eocén

anyaga a Szőci Mészke számos lelőhelyéről, illetve a Németh Tamástól kapott eocén (Kincsesbánya) és miocén (Bánd, Devecser, Mecsekpölöske) anyagok. További izgalmas brachiopodákat adott Vicián Zoltán (Letkés, Dudar), Kovács Zoltán (Tés), Berta Tibor (Bánd), Kercsmár Zsolt (Tokod), Sebe Kriszta (Tekeres), Dávid Árpád (Novaj, Noszvaj), Less György (Miskolc, Csókás), Kázmér Miklós (É-Olaszország). Az utóbbi években rengeteg iszapolásból válogatott brachiopodát kaptam Szabó Mártontól.

Módszerek

A brachiopodák begyűjtése a szabad szemmel is jól látható nagyméretű példányok esetében többnyire a terepen történt kalapáccsal és vésővel. A vizsgált anyag túlnyomó része azonban a kisméretű mikromorf brachiopodák közé tartozik, melyeket a laza üledékes kőzetek esetén iszapolással, a keményebb márgák és mészkövek esetében pedig ecetsavas oldással lehet kiszabadítani. Az iszapolási/oldási maradékból a példányok mikroszkóp alatt válogathatók ki. A nagyméretű példányok fotózása hagyományos módszerrel történt, míg a mikromorf fajok fotózása pásztázó elektronmikroszkóp használatát igényli. Ez utóbbi nagyrészt a Magyar Természettudományi Múzeum SEM Laborjában történt, a kutatás kezdeti szakaszában néhány esetben a varsói Paleobiológiai Intézet SEM készülékét használtuk. Fotózás előtt a példányok megtisztítására ultrahangos vízfürdőt alkalmaztunk.

A brachiopodák taxonómiai vizsgálatához szükséges a belső morfológiai elemek ismerete. Ezek a laza kőzetek esetében általában közvetlenül vizsgálhatók, a kemény (márga, mészkő) kőzet esetén azonban csak sorozatcsiszolatok révén ismerhetők meg. Az ausztriai eocén mészkövek kisméretű példányainak mikroCT-s vizsgálata a pátitos kitöltések miatt sikertelennek bizonyult. Egy új genus esetében a sorozatcsiszolati metszetekből 3 dimenziós karváz rekonstrukció készült. A bezáró kőzet megismerése érdekében egyes esetekben vékonycsiszolatok, vagy felületi csiszolatok készültek. Néhány esetben (új taxonok leírásakor, vagy vitatott rendszertani besorolású példányok esetében) megvizsgáltuk az adott Brachiopoda héjszerkezetét. A héjhosszúság felénél kialakított transzverzális keresztmetszetben készítettük az SEM felvételeket.

A neogén Lingulidák geokémiai elemzésénél lelőhelyenként 1–5 példányt vizsgáltunk, melyeket ultrahangos fürdőben, desztillált vízben megtisztítottunk. Porítás után 10–100 mg mintát elemeztünk Philips XPert Pro diffraktométerrel. Néhány esetben a biogén apatit tisztaságát röntgendiffrakcióval ellenőriztük. Az izotópos vizsgálatokat KOCH *et al.* (1997) módszerét követve végeztük. A *Lingula* héjszerkezetének vizsgálatához a héjat Araldite 2020 gyantába ágyaztuk, a polírozott felületet 5%-os sósavval kezeltük néhány másodpercig, majd platina bevonatot kapott az SEM vizsgálat előtt.

Az eocén–recens *Megathiris* példányok oxigén- és szénizotópos mérése a Lausannei Egyetem Stabilizotóp Laboratóriumában történt (Gasbench II, Finnigan MAT Delta Plus XL tömegspektrométer). A példányok héjának nyomelem tartalmát (Ca, Mg, Fe, Sr, Ba) a Modenai Egyetem Perkin Elmer Optima 4200 DV ICP-OES készülékén határoztuk meg.

Új tudományos eredmények

1. Taxonómiai eredmények

Az európai kainozoós brachiopodák vizsgálata során több új nemzetség és számos új faj leírásával/felismerésével járultam hozzá a fauna ismertségéhez. Számos faj esetében pontosítottam a genus szintű rendszertani besorolást.

1.1. A leírt/felismerett új nemzetségek (4/8):

- 1.1.1. *Basiliocostella* DULAI, BITNER & MÜLLER, 2008 (alsó paleocén, Ausztria);
- 1.1.2. *Meznericsia* BITNER, DULAI & GALÁ CZ, 2011 (középső eocén, Magyarország);
- 1.1.3. *Borellithyris* DULAI, 2019 (felső miocén, Olaszország);
- 1.1.4. *Germanoplatidia* DULAI, 2020 (felső oligocén, Németország);
- 1.1.5. *Megathyrididae* n. gen. leírás alatt (középső eocén, Törökország);
- 1.1.6. *Discinidae* n. gen.” leírás alatt (középső miocén, Hollandia; alsó pliocén, Anglia);
- 1.1.7. *Thecidellinidae* n. gen. leírás alatt (középső miocén, Olaszország);
- 1.1.8. *Terebratulidae* n. gen. leírás alatt (felső miocén, alsó pliocén, Belgium, Hollandia);

1.2. A leírt/felismerett új fajok (7/29):

- 1.2.1. *Basiliocostella kambueheli* DULAI, BITNER & MÜLLER, 2008 (alsó paleocén, Ausztria);
- 1.2.2. *Argyrotheca tokodensis* BITNER & DULAI, 2008 (középső eocén, Magyarország);
- 1.2.3. *Terebratulina johanssenae* DULAI, 2011 (felső eocén, Ausztria);
- 1.2.4. *Rugia zagorseci* DULAI, 2011 (felső eocén, Ausztria);
- 1.2.5. *Argyrotheca bitnerae* DULAI in DULAI & STACHACZ, 2011 (középső miocén, Lengyelország);
- 1.2.6. *Eucalathis giulioi* DULAI, 2019 (felső miocén, Olaszország);
- 1.2.7. *Borellithyris gaetanii* DULAI, 2019 (felső miocén, Olaszország);
- 1.2.8. *Rugia* n. sp. 1. leírás alatt (középső eocén, Törökország);
- 1.2.9. *Rugia* n. sp. 2. leírás alatt (felső eocén, Törökország);
- 1.2.10. *Megathyrididae* n. gen. n. sp. 1. leírás alatt (középső eocén, Törökország);
- 1.2.11. *Megathyrididae* n. gen. n. sp. 2. leírás alatt (középső eocén, Törökország);
- 1.2.12. *Minutella?* n. sp. leírás alatt (középső eocén, Törökország);
- 1.2.13. *Joania* n. sp. leírás alatt (középső eocén, Magyarország);
- 1.2.14. *Disciniscia* n. sp. 1. leírás alatt (alsó oligocén, Németország);
- 1.2.15. *Orthothyris* n. sp. leírás alatt (felső oligocén, Magyarország, Olaszország)
- 1.2.16. *Platidia* n. sp. leírás alatt (felső oligocén, Olaszország)
- 1.2.17. *Discinidae* n. gen. n. sp. 1. leírás alatt (középső miocén, Hollandia);

- 1.2.18.** Discinidae n. gen. n. sp. 2. leírás alatt (alsó pliocén, Anglia);
- 1.2.19.** *Germanoplatidia* n. sp. leírás alatt (középső miocén, Magyarország);
- 1.2.20.** *Argyrotheca* n. sp. leírás alatt (középső miocén, Magyarország);
- 1.2.21.** *Thecidellina* n. sp. leírás alatt (középső miocén, Olaszország);
- 1.2.22.** Thecidellinidae n. gen. n. sp. leírás alatt (középső miocén, Olaszország);
- 1.2.23.** *Aphelesia* n. sp. leírás alatt (felső miocén, Málta);
- 1.2.24.** *Discinisca* n. sp. 2. leírás alatt (alsó pliocén, Belgium);
- 1.2.25.** *Gisilina* n. sp. 1. leírás alatt (alsó pliocén, Belgium, Hollandia);
- 1.2.26.** *Eucalathis* n. sp. 1. leírás alatt (alsó pliocén, Olaszország);
- 1.2.27.** *Megathiris* n. sp. leírás alatt (alsó pliocén, Olaszország);
- 1.2.28.** *Eucalathis* n. sp. 2. leírás alatt (alsó pleisztocén, Olaszország);
- 1.2.29.** *Gisilina* n. sp. 2. leírás alatt (alsó pleisztocén, Olaszország);

1.3. Különböző fajok rendszertani hovatartozásának pontosítása, taxonómiai problémák megoldása:

1.3.1. SEM vizsgálatokkal igazoltam, hogy a belgiumi paleocén *Argyrotheca wansinensis* (VINCENT, 1923) faj a *Bronnothyris* nemzetségbe tartozik (DULAI, publikálatlan adatok);

1.3.2. Magyarországi és ausztriai eocén lelőhelyekről társszerzőkkel megvizsgáltuk a *Gryphus kickxii* faj hosszú és komplex taxonómiai történetét, mely során számos különböző néven említették. A külső morfológia, a sorozatcsiszolatokkal végzett belső morfológiai vizsgálatok, valamint a három rétegből álló a héjszerkezet alapján kimutattuk a *kickxii* fajnév prioritását, és a faj *Gryphus* nemzetséghez tartozását (DULAI *et al.*, 2010; BITNER *et al.*, 2011);

1.3.3. A *Meznericsia hantkeni* faj esetében neotípust jelöltünk ki (BITNER *et al.*, 2011).

1.3.4. A németországi felső oligocén „*Rhynchonella*” *supraoligocaenica* fajról kimutattam, hogy az *Aphelesia* nemzetségbe sorolandó (DULAI & VON DER HOCHT, 2020);

1.3.5. A németországi felső oligocén „*Terebratula*” *pusilla* fajról kimutattam, hogy egy addig ismeretlen, új genusba sorolandó (*Germanoplatidia*) (DULAI & VON DER HOCHT, 2020);

1.3.6. Társszerzővel kimutattuk, hogy a MEZNERICS (1944) által leírt *Hemithiris acuta* és *Mühlfeldtia margaritata* nem képvisel elkülöníthető taxont, az *Aphelesia bipartita* és a *Megerlia truncata* fajhoz sorolhatók (BITNER & DULAI, 2004);

1.3.7. A MEZNERICS (1944) által *Hemithiris parvillima* néven említett és később a mikromorf rhynchonellidákhoz tartozó *Cryptopora* nemzetséghez sorolt mogoródi példányokról héjszerkezeti vizsgálatokkal kimutattuk, hogy nem a rhynchonellidák közé tartoznak, hanem a jellegzetes, három rétegből álló héj alapján a terebratulidák *Gryphus* nemzetségéhez sorolható (BITNER & DULAI, 2004);

1.3.8. Kimutattam, hogy a korábban több lengyelországi középső miocén lelőhelyről *Argyrotheca cistellula* néven publikált forma egy új *Argyrotheca* fajhoz tartozik (*A. bitnerae*; DULAI & STACHACZ, 2011);

1.3.9. Javasoltam STENZEL (1964) eredeti definíciójának használatát a *Discradisca* genus definícióját illetően (DULAI, 2013);

2. Evolúciós eredmények

2.1. A kora paleocén *Basiliocostella* leírásával igazoltuk, hogy a Basiliolidae család nem halt ki a késő krétában, csak a sekélytengeri élőhelyekről tűnt el, és valószínűleg a mélyebb környezetekben vészelt át ezt az időszakot. További két szempontból is fontos a *Basiliocostella*. Az európai paleocén brachiopodák túlnyomó többsége a nyugat-európai írókréta fáciesből ismert, így egy ettől távoli zátony-fáciesű taxon fontos új adatot jelent. Ráadásul az ismert paleocén brachiopodák túlnyomó többsége a Terebratulidákhoz tartozik, a Rhynchonellida adatok elenyészően ritkák (DULAI *et al.*, 2008).

2.2. A kincsesbányai középső eocén lelőhelyen tapasztalt nagy diverzitásuk alapján (3–4 faj) kimutattam, hogy a *Joania* nemzetség megjelenése a jelenleg ismert eocénnél jóval korábban következhetett be, vagy pedig egyből egy kisebb evolúciós robbanással indult a történetük a középső eocénben (DULAI, publikálatlan adatok).

2.3. Kimutattam, hogy a Brachiopoda fauna nem mutat jelentősebb változást a paleogén és a neogén határán, a faunaváltás már a késő oligocén előtt bekövetkezett. Már korábban is ismertünk a paleocéntól (*Lacazella mediterranea*), vagy az eocéntól (*Megathiris detruncata*) máig élő fajokat. A közelmúltban vizsgált hazai (DULAI, 2010b), és franciaországi (BITNER *et al.*, 2013) felső oligocén lelőhelyek azt mutatják, hogy ezeken túl is számos jellemző neogén faj már a késő oligocénben megjelent (*Joania cordata*, *Argyrotheca cuneata*, *A. bitnerae*, *Terebratulina retusa*, *Gryphus miocenicus*, *Megerlia truncata*). A németországi felső oligocénben talált, és eddig csak a neogénből ismert *Discinisca fallens* szintén megerősíti a faunaváltás késő oligocén előtti korát (DULAI & VON DER HOCHT, 2020).

2.4. Kimutattam, hogy a felső kréta – alsó paleocén rétegekből ismert *Aemula*, vagy annak közeli leszármazottja megtalálható a belgiumi pliocénben. Kimutattam az *Aemula* rokonságába tartozó *Germanoplatidia* nemzetséget a németországi felső oligocénből (Északi-tenger medencéje; DULAI & VON DER HOCHT, 2020), illetve kimutattam a *Germanoplatidia* továbbélését a középső miocénig (Magyarország, Középső-Paratethys; DULAI, 2019 abstract).

2.5. Kimutattam, hogy az írókréta fáciesből ismert *Gisilina* nemzetség jóval túlélte a kréta/paleogén határt, sőt jelentősen kiterjesztette az elterjedési területét: alsó pliocén maradványai az Északi-tenger medencéjében (Belgium, Hollandia), alsó pleisztocén képviselői a Mediterráneumban (Szicília) kerültek elő (DULAI, publikálatlan adatok).

2.6. Kimutattam, hogy az írókréta fáciesből ismert *Rugia* nemzetség jóval túlélte a kréta/paleogén határt és jelentősen kiterjesztette az elterjedési területét. A magyarországi középső eocénből (Dudar-218; DULAI, publikálatlan adatok); az ausztriai felső eocénből (DULAI, 2011); és a törökországi középső és felső eocénből (DULAI *et al.*, in prep1.) kerültek elő a maradványai.

2.7. Több adattal is megerősítettem, hogy az *Orthothyris* nemzetség jelentősen túlélte a kréta/paleogén határt és az eocénben nagy területi elterjedést mutatott [középső eocén, Magyarország: (BITNER & DULAI, 2008: Dudar-218, Neszmély; DULAI, publikálatlan adatok: Bajót-26, -30, Balinka-265, Dudar-220, Mogyorósbánya-82, Solyvár-84, Tát-4, Tokod-350, -351, tokodi Sas-hegy; bajóti Domonkos-hegy; Üröm); alsó eocén, Ausztria (DULAI *et al.*, 2010); felső eocén, Ausztria (DULAI, 2011); felső eocén, Olaszország (DULAI & KÁZMÉR, publikálatlan adatok); középső és felső eocén (felső lutetiai, alsó bartoni, felső bartoni, alsó priabonai), Törökország (DULAI *et al.*, in prep1)]. Egyéb vizsgált anyagok arra utalnak, hogy a *pectinoidestől* eltérő *Orthothyris* fajok még tovább élhettek a felső oligocénig [Magyarország (DULAI, publikálatlan adatok), Olaszország (DULAI & KÁZMÉR, publikálatlan adatok)], illetve a középső miocénig [Ausztria, Bécsi-medence (BAUMILLER & DULAI, publikálatlan adatok)].

2.8. Több adattal megerősítettem, hogy a *Bronnothyris* nemzetség jóval túlélte a kréta/paleogén határt és ezzel egyidejűleg jelentősen kiszélesítette elterjedési területét (felső paleocén: Belgium; középső eocén (alsó bartoni): Törökország; alsó oligocén: Németország; felső oligocén: Németország; DULAI & VON DER HOCHT, 2020, és publikálatlan adatok).

2.9. Az előző öt pontot összefoglaló eredményként kimutattam, hogy a más csoportokat alapvetően megtehető kréta-végi kihalás a brachiopodák esetében csak faj szinten nevezhető jelentősnek, genus és annál magasabb szinten egyre kevésbé volt észrevehető.

2.10. Kimutattam, hogy a napjainkban kozmopolita elterjedésű, de fosszilisán nagyon ritka *Eucalathis* nemzetség folyamatosan jelen volt a Mediterráneumban a neogén és a pleisztocén során: új fajait mutattam ki az olaszországi tortonai, alsó pliocén és alsó pleisztocén rétegekből. Ezek alapján az *Eucalathis* is azon nemzetségek közé tartozik, melyek a Messinai Sókrízis után még visszatértek a Földközi-tengerbe, és csak a pleisztocén során/után tűntek el onnan.

2.11. Genus szinten nem azonosítható, de egyértelműen a Lingulidae családba tartozó maradványokat mutattunk ki az olaszországi pliocénből (*Lingula?* sp.; DI CENCIO *et al.*, 2021). Ez a legelső ismert pliocén Lingulida rekord a Mediterráneum területén és egyben a legfiatalabb ismert Lingulida előfordulás a Mediterráneumban. Ez azt bizonyítja, hogy a lingulidák nem a Messinai Sókrízis során tűntek el a területről, hanem refúgiumokban túléltek a környezeti válságot, vagy a messinai után még visszatértek az atlanti területről. A következő környezeti krízist viszont már nem éltek túl: a pleisztocén során bekövetkező tengervíz hőmérséklet-csökkenés és élőhely-vesztés (a sekélytengeri területek csökkenése a tengerszint csökkenése miatt) következtében eltűntek a Földközi-tenger élővilágából.

3. Rétegtani eredmények

Az európai kainozoós Brachiopoda fauna számos fajának és nemzetségének, valamint egy alcsaládjának a rétegtani elterjedését pontosítottam kisebb-nagyobb mértékben.

3.1. A *Meznericsia* genus leírásával a Gibbithyridinae alcsalád rétegtani elterjedését kiterjesztettük a középső eocénig (BITNER *et al.*, 2011);

3.2. A korábban a krétából és kora paleocénből ismert *Rugia* nemzetség rétegtani elterjedését jelentősen kiterjesztettem: alsó bartoni, felső priabonai (Törökország, DULAI *et al.*, in prep1.); felső eocén (középső priabonai) (Ausztria, DULAI, 2011);

3.3. A korábban a krétából és kora paleocénből ismert *Gisilina* nemzetség rétegtani elterjedését jelentősen kiterjesztettem az alsó pliocénig (Belgium, Hollandia), illetve az alsó pleisztocénig (Szicília) (DULAI, publikálatlan adatok);

3.4. A *Bronnothyris* genus legfiatalabb ismert előfordulását mutattam ki a németországi felső oligocénből (DULAI & VON DER HOCHT, 2020);

3.5. Az *Orthothyris* genus rétegtani elterjedését kiterjesztettem az alsó oligocéntól a felső oligocénig (Magyarország, Olaszország, DULAI & KÁZMÉR, publikálatlan adatok) illetve a középső miocénig (Bécsi-medence; BAUMILLER & DULAI, publikálatlan adatok);

3.6. Az *Aphelesia* jelenléte a németországi kattiban a nemzetség első megerősített előfordulása a paleogénben (DULAI & VON DER HOCHT, 2020);

3.7. Az *Argyrotheca sabandensis* faj rétegtani elterjedését kiterjesztettük a felső paleocéntól az alsó eocénig (DULAI *et al.*, 2010);

3.8. A *Novocrania anomala* faj legkorábbi ismert előfordulását mutattuk ki Törökországban: Akören, felső bartoni (DULAI *et al.*, in prep1.);

3.9. Az *Argyrotheca armbrusti* faj legfiatalabb ismert előfordulását az alsó dániai-tól az alsó bartoniig módosítottuk (Törökország, Gizliliman; DULAI *et al.*, in prep1.)

3.10. Az *Argyrotheca levis* faj elterjedését a felső paleocéntól a középső eocénig terjesztettük ki (DULAI *et al.*, in prep1.);

3.11. Az *Argyrotheca pindbori* elterjedését kiterjesztettük a paleocéntól a középső eocénig (DULAI *et al.*, in prep1.);

3.12. A *Platidia anomioides* faj első biztos előfordulását mutattam ki az ausztriai és az észak-olaszországi felső eocénből (DULAI, 2011 és DULAI & KÁZMÉR, publikálatlan adatok).

3.13. A *Gryphus miocenicus* első ismert előfordulását mutattam ki a késő oligocénből (Magyarország, DULAI, publikálatlan adatok; Olaszország: DULAI & KÁZMÉR, publikálatlan adatok).

4. Új előfordulási adatok

4.1. Az Ausztriából leírt *Basiliocostella kambueheli* faj előfordulása az ukrainai alsó paleocénből (DULAI *et al.*, 2008);

4.2. A magyarországi eocénből leírt *Meznericsia* nemzetség előfordulása Ausztriában (DULAI *et al.*, 2010) és Ukrajnában (BITNER *et al.*, 2011);

4.3. Hét fajt első alkalommal mutattunk/mutattam ki a magyarországi eocénből (*Novocrania bayaniana*, *Orthothyris pectinoides*, *Argyrotheca michelottina* és *Lacazella mediterranea*, BITNER & DULAI, 2008; *Argyrotheca megapora*, *A. armbrusti*, *Joania perovalis*, Kincsesbánya, DULAI, publikálatlan adatok);

4.4. Az erdélyi Egeres lelőhelyről leírt *Terebratulina plana* fajt kimutattam a dudari középső eocénben (DULAI, publikálatlan adat);

4.5. Első alkalommal ismertettem részletesen eocén brachiopodákat Ausztriából (DULAI *et al.*, 2010: 6 faj; DULAI, 2011: 7 faj, köztük 2 új faj);

4.6. Az *Argyrotheca sabandensis* faj első előfordulása Spanyolországon kívül (Ausztria, DULAI *et al.*, 2010);

4.7. A Spanyolországból ismert eocén *Argyrotheca batalleri* faj első előfordulása Ausztriából (DULAI, 2011) és Törökországból (DULAI *et al.*, in prep1.);

4.8. Az *Orthothyris* első ismert előfordulása Ausztriából (DULAI *et al.*, 2010, DULAI, 2011);

4.9. A *Rugia* első ismert előfordulása Ausztriából (DULAI, 2011) és Magyarországról (Dulai, publikálatlan adatok);

4.10. Összesen 22 eocén fajt azonosítottam a Trák-medence törökországi részéről, eddig valamennyi ismeretlen volt a területről;

4.11. A *Pliothyridina grandis* faj első előfordulása a magyarországi oligocénből (Noszvaj, Nagyimány; DULAI, 2008 abstract);

4.12. Gazdag felső oligocén mikromorf faunát mutattam ki a novaji Nyárjasról (10 faj; DULAI, 2008 abstract), valamennyi első alkalommal került elő a magyarországi oligocénből;

4.13. A *Cryptopora* genus első előfordulása a németországi felső oligocénből (DULAI & VON DER HOCHT, publikálatlan adatok);

4.14. A Craniidae család első ismert előfordulása a németországi alsó oligocénből (*Novocrania*) és felső oligocénből (*Novocrania*, *Isocrania*?) (DULAI & VON DER HOCHT, publikálatlan adatok);

4.15. Az *Argyrotheca cuneata* faj első ismert előfordulása a magyarországi középső miocénből (BITNER & DULAI, 2004);

4.16. *Lingula* maradványok első előfordulása a magyarországi miocénből (Budapest, BITNER *et al.*, 2012);

4.17. Discinidae maradványok első előfordulása a magyarországi miocénből (Nyírád, Várpalota; DULAI, 2017);

4.18. Az *Argyrotheca bitnerae* faj első előfordulása Magyarországról (Zebegény; DULAI, publikálatlan adat);

4.19. Első ismert Brachiopoda előfordulások Kemence, Letkés, Nyirád, Várpalota, Devecser, Mecseknádasd, Magyaregregy, Kishajmás középső miocén lelőhelyeiről (DULAI, 2007, 2015, 2017 és publikálatlan adatok);

4.20. A *Gryphus rovasendianus* faj első előfordulása a Középső-Paratethysből (Nyirád; DULAI, publikálatlan adatok);

4.21. A *Discinisca leopolitana* faj első ismert előfordulása a lengyelországi Rybnica és Monastyrz lelőhelyekről (DULAI, 2015);

4.22. A *Gryphus* nemzetség első ismert előfordulása a lengyelországi miocénből (DULAI, 2015);

4.23. A *Cryptopora* nemzetség első ismert előfordulása a Mediterráneum felső miocénjéből (DULAI, 2010a);

4.24. A *Cryptopora* nemzetség első ismert előfordulása a németországi és a hollandiai miocénből és az Északi-tenger medencéjéből (DULAI, 2013);

4.25. A *Discinisca fallens* első ismert előfordulása a németországi és a hollandiai miocénből (DULAI, 2013);

4.26. Először mutattam ki a *Discradisca polonica* fajt Lengyelországon kívül. Ez a Discinidae brachiopodák egyik legdélebbi előfordulása a Középső-Paratethysen belül (Várpalota, Nyirád) (DULAI, 2017).

4.27. A *Discradisca fallens* faj első ismert előfordulása az Atlanti-óceán miocénjéből (Portugália, DULAI, 2013);

4.28. A *Novocrania turbinata* első ismert előfordulása az Atlanti-óceán miocénjében (DULAI, 2013);

4.29. Az *Argyrotheca bitnerae* (Bujtur) és Discinidae sp. (Kostej, Bujtur) első ismert előfordulása az Erdélyi-medencéből (DULAI, publikálatlan adatok);

4.30. Mikromorf brachiopodák (*Joania*, *Argyrotheca*, *Gryphus*) első ismert előfordulása a szerbiai középső miocénből (Mutalj; DULAI, publikálatlan adatok);

4.31. A *Discradisca multiradiata* első előfordulása az Északi-tenger medencéjének neogénjéből (DULAI *et al.*, in prep3.);

4.32. 11 fajból álló faunát írtam le az észak-olaszországi Tetti Borelli lelőhelyről, eddig valamennyi ismeretlen volt a lelőhelyről (DULAI, 2010a, 2019);

4.33. Az észak-olaszországi felső miocénből leírt *Borellithyris* nemzetség kimutatása az ukrainai eocénből (DULAI, 2019);

4.34. Tíz eddig ismeretlen Brachiopoda faj azonosítása a máltai oligocén és miocén képződményekből (DULAI *et al.*, in prep2.);

4.35. 19 fajból álló Brachiopoda együttest azonosítottam a spanyolországi Estepona környéki alsó pliocén feltárásokban, ebből 15 faj eddig ismeretlen volt a területről (DULAI & MULDER, publikálatlan adatok);

4.36. Az *Eucalathis* nemzetség első ismert előfordulása a szicíliai Altavilla lelőhelyről;

4.37. A *Gisilina*, *Megathiris*, *Argyrotheca*, *Novocrania* és (*Germano?*)*platidia* nemzetségek első ismert előfordulása a szicíliai Capo Milazzo lelőhelyről;

4.38. A *Discinisca*, *Novocrania*, *Aphelesia*, *Joania*, *Argyrotheca* és *Platidia* nemzetségek első ismert előfordulása a szicíliai Messina pleisztocén rétegeiből;

5. Ósföldrajzi eredmények

5.1. Az európai kainozoós Brachiopoda fauna számos fajának a paleobiogeográfiai elterjedését módosítottam és pontosítottam (részletesen lásd az új előfordulásokat ismertető előző fejezetbenben).

5.2. Három endemikus fajt mutattam ki az Északi-tenger medencéjének felső oligocén rétegeiből (*Discinisca fallens*, *Aphelesia supraoligocaenica*, *Germanoplatidia pusilla*);

5.3. Az *Argyrotheca bitnerae* faj leírása (DULAI & STACHACZ, 2011) után rövid időn belül kimutattam a faj rendkívül széles rétegtani és ósföldrajzi elterjedését az európai kainozoikumban [Északi-tenger medencéje, felső oligocén (DULAI & VAN DER HOCHT, 2020); Középső-Paratethys, középső miocén: Lengyelország, Magyarország és Románia (DULAI, 2015, és publikálatlan adatok); Mediterráneum felső miocén (Málta: DULAI *et al.* in prep2.) és Mediterráneum pliocén (Estepona, DULAI & MÜLLER, publikálatlan adatok). Ezen kívül a faj előkerült az atlanti felső oligocénből (BITNER *et al.*, 2013) és az iráni alsó miocénből (PEDRAMARA *et al.*, 2019) is;

5.4. Gazdag Discinidae faunát mutattam ki az Északi-tenger medencéjének neogénjében, holland és angol lelőhelyekről (3 genus, 5 faj, ebből 1 genus és 3 faj új) (DULAI *et al.*, in prep3. és publikálatlan adatok). Feltűnően gazdagabb a neogén Discinidae fauna az Északi-tenger medencéjében, mint a Mediterráneumban, de ez lehet gyűjtési hiányosság is (a Középső-Paratethys Discinidae diverzitása az Északi-tengerhez hasonló);

5.5. A Thecidellinidae család első ismert előfordulását mutattam ki a Mediterráneumból (kainozoós és recens faunákat is figyelembe véve). A szicíliai Máucini lelőhely középső miocén anyagában három Thecideoidea faj különíthető el, ebből egy *Lacazella*, egy *Thecidellina* és egy új genusba sorolandó új Thecidellinidae faj (DULAI, publikálatlan adatok);

5.6. Társ szerzőkkel kimutattuk, hogy a Béti-Cordillerák belső részmedencéi (például a Guadix-medence) meghatározó szerepet játszottak a tortonaiban. Az itt előforduló brachiopodák egyszerű és konzervatív morfortípusa elősegítette az adaptív radiációt a folyamatos környezeti változásokkal befolyásolt részmedencékben. Így ezek a területek hozzájárultak a mediterrán-atlanti faunakicserélődéshez. A tortonai szabad összeköttetés eredményeképpen mutat számos kora pliocén atlanti típusú medence faunája egyértelmű affinitást a mediterrán bioprovinciával (GIANNETTI *et al.*, 2018);

5.7. Olasz társ szerzőkkel *Lingula?* sp. maradványokat mutattunk ki a toszkánai La Serra lelőhely felső pliocén agyagos homokjából. Ezek az első ismert Lingulidae maradványok a mediterrán pliocénből, melyek azt bizonyítják, hogy a Lingulidae brachiopodák nem a Messinai Sókrízis miatt tűntek el a Földközi-tengerből, hanem a pleisztocén lehűléshez következtében (DI CENCIO *et al.*, 2021);

5.8. Társ szerzőkkel kimutattuk, hogy az európai neogén Lingulidák ósföldrajzi elterjedése jóval bonyolultabb mintát mutat az eddig feltételezetténél. Eddigi ismereteink szerint az Északi-tenger medencéjéből gyakoriak voltak a *Glottidia dumortieri* adatok,

míg *Lingula dregeri* és *Lingula* sp. előfordulásokat ismertünk a Középső-Paratethysből, a Mediterráneumból és az Atlanti-óceánból. Ez a tiszta kép most felborulni látszik: az Északi-tenger medencéjéből származó példányokról kiderült, hogy nem mutatják a *Glottidia* nemzetségre jellemző szeptumokat. Ugyanakkor a Mediterráneumban egyértelmű *Glottidia* példányok kerültek elő az olaszországi pliocénből (Castelfiorentino), mindössze néhány tíz kilométerre a La Serra szelvénytől, ahol a hasonló korú üledék *Lingula* maradványokat tartalmaz (DI CENCIO *et al.*, publikálatlan adatok).

5.9. Kimutattam a *Cryptopora* genus jelenlétét a spanyolországi alsó pliocénben, igazolva, hogy a *Cryptopora* nem tűnt el a Mediterráneum területén a Messinai Sókrízis után (DULAI & MULDER, publikálatlan adatok);

5.10. A különböző európai lelőhelyekről származó foszfátos héjú neogén brachiopodák (Lingulidae, Discinidae) geokémiai vizsgálata során a minták eltérő ϵNd értékei alapján megerősítettük, hogy az Északi-tenger medencéje a miocén óta nem volt kapcsolatban a Paratethyszel. Az alacsony Nd-izotóp arányok az északi-tengeri lelőhelyeken és a Ny-franciaországi minta esetében hasonlóak az Atlanti-óceán adataihoz, jelezve az Atlanti-óceán befolyását a területre. A középső-paratethysi minták viszonylag magas ϵNd értékei hasonlóak az Indiai-óceán és a Mediterráneum adataihoz. A Portugáliai minta ϵNd értéke a Paratethys és a Mediterráneum értékeihez hasonló, ami alátámaszthatja a Mediterráneum lehetséges kifolyását az Atlanti-óceán felé, amit korábban is feltételeztek már (KOC SIS *et al.*, 2012);

6. Paleoökológiai eredmények

6.1. A *Gryphus* és a *Terebratulina* nemzetségek dominanciájával jellemezhető mélyvízi Brachiopoda együttes mutattam ki a gmundeni (Ausztria) alsó eocén lelőhelyen (DULAI *et al.*, 2010);

6.2. A Cancellothyroidea brachiopodák (*Terebratulina*, *Orthothyris*, *Rugia*) dominanciájával jellemezhető mélyvízi Brachiopoda együttest mutattam ki az ausztriai molassz zóna két mélyfúrásában (DULAI, 2011);

6.3. Az *Argyrotheca* és a *Lacazella* dominanciájával jellemezhető sekélytengeri Brachiopoda együttest mutattam ki a Reingruberhöhe (Ausztria) lelőhely felső eocén (priabonai) rétegeiben (DULAI, publikálatlan adatok);

6.4. Az ausztriai felső eocén (priabonai) mélytengeri (Helmberg-1, Perwang-1) és sekélytengeri (Reingruberhöhe) Brachiopoda faunák összehasonlításával, illetve a mai faunákkal való összevetésével kimutattam, hogy a késő eocénre már megtörtént az a mélység szerinti elkülönülés a Brachiopoda nemzetségek között, amit a mai Földközi-tengerben tapasztalhatunk (sekélyvízi környezet: *Argyrotheca*, *Joania*, *Megathiris*, *Lacazella*; mélyvízi környezet: *Terebratulina*, *Megerlia*, *Gryphus*) (DULAI, 2011 és publikálatlan adatok);

6.5. A nagyon domború teknők, a rendkívül erősen begömbülő és a dorzális teknőre ráforduló csőr, a nagyon kicsi nyélkilépési hely és a ventrális teknő posterior részének

jelentős megvastagodása alapján kimutattam a korábban általunk leírt *Meznericsia* nemzetségről, hogy a felnőtt példányoknak nem volt funkcionális nyele. A nyéllel rögzülő fiatalkori állapot után a nagyméretű, gömbölyded megjelenésű felnőtt egyedek másodlagosan szabadon heverő életmódra térhettek át a laza üledék felszínén. Héjuk megvastagodásával segítették elő a stabilitásukat (DULAI *et al.*, 2010). Ugyanezek a morfológiai bélyegek megfigyelhetők a hollandiai és belgiumi neogénből leírás alatt lévő új *Terebratulidae* nemzetség esetében, így az is a laza üledék felszínén szabadon heverő életmódot folytathatott (DULAI, publikálatlan adatok);

6.6. A Magyarországon végzett eocén vizsgálataink arra utaltak, hogy jelentős különbségek vannak az iszapolható puha márgák (BITNER & DULAI, 2008: 7 mikromorf faj), és a kemény nummuliteszes mészkövek (BITNER *et al.*, 2011: 3 faj a nagyméretű terebratulidák dominanciájával) Brachiopoda faunájának taxonómiai összetétele között. Később a felső-ausztriai eocén márgákból és mészkövekből savas oldással kiszabadított Brachiopoda anyag alapján kimutattam, hogy a fenti látszólagos különbség csak az alkalmazott eltérő módszerek miatt jelentkezik (DULAI, 2011);

6.7. Brachiopodák és férgek közötti kommenzalizmust mutattam ki az ausztriai alsó eocén faunában (Gmunden). Két *Gryphus kickxii* példány ventrális teknőjén találtam fűregeső ránövéseket az anterior perem közelében. A *Gryphus* élethelyzetét figyelembe véve a ventrális teknő, és különösen annak az anterior vége helyezkedett el a legmagasabban. Ezek a brachiopodák sokszor sűrűn egymás mellett helyezkedtek el, így a teknőknek csak ez a része volt elérhető szilárd aljzatként a letelepedő lárvák számára. A *Gryphus* élethelyzete és a ránövések helye alapján a fűreglárva még a brachiopodák életében telepedtek meg a teknőkön és valószínűleg a brachiopodák élelmét biztosító, a teknők belsejébe tartó vízáramlatokból táplálkoztak (DULAI *et al.* 2010);

6.8. Kimutattam, hogy a külsőleg nagyon hasonló *Orthothyris* és *Terebratulina* nemzetségek egymással váltakoztak a két ausztriai fűrés rétegsora mentén. A Helmburg-1 mintákban nem fordultak elő együtt, és az *Orthothyris* uralkodott a discocyclinás márgában, míg a *Terebratulina* a globigerinás márgában. A két nemzetség a Perwang-1 fűrásban is váltja egymást, ott azonban a váltás helyenként nem a litológiai határon, hanem a discocyclinás márgán belül történt. Ez arra utal, hogy a két nemzetség nem a különböző aljzattípusokhoz kapcsolódott, hanem ugyanabban az ökológiai fülkében voltak egymás versenytársai (DULAI, 2011);

6.9. Kimutattam, hogy a Mediterráneumból jól ismert neogén *Terebratula-Aphelesia* asszociációhoz hasonlóan az Északi-tenger medencéjének felső oligocén rétegeiben is megfigyelhető egy *Pliothyrisina-Aphelesia* együttélés (Doberg, Astrup; DULAI & VON DER HOCHT, 2020);

6.10. A kivétel nélkül szabályos kerekded körvonal, és a beágyazó üledék vizsgálata alapján kimutattam, hogy az új nemzetséggént leírt *Germanoplatidia* homokos aljzatú környezetben élt, és jóval hosszabb nyéllel rögzült a finom üledékben előforduló kisebb szilárd felületekhez, mint a közeli rokonai, a *Platidia* és *Aemula*. Az utóbbiak rövid nyelükkel nagyon szorosan tapadnak/tapadtak a szilárd felületekre, ezért teknőik rendszerint erősen torzultak és aszimmetrikusak;

6.11. A *Germanoplatidia* genus képviselői a németországi felső oligocénben sekélytengeri élőhelyeken fordultak elő (DULAI & VON DER HOCHT, 2020), a középső miocén középső-paratethysi előfordulásuk viszont eltolódást mutat a mélyebb vízi, körülbelül -80 méteres lejtőkörnyezet felé (DULAI, publikálatlan adatok);

6.12. Kiemelkedően magas fűrási gyakoriságot publikáltam a franciaországi Amberre lelőhely középső miocén *Discradisca multiradiata* anyaga kapcsán. A vizsgált példányok 23,5%-a mutatta ragadozó csigák támadásának nyomait. Szintén gyakoriak voltak az epibionta (bekérgező Bryozoa) szervezetek maradványai a dorzális teknők felszínén (26%) (DULAI, 2013);

6.13. Az olaszországi Tetti Borelli lelőhelyről származó különböző gyűjtemények vizsgálata során kimutattam az iszapolással gyűjtött minták jelentőségét a kainozoos Brachiopoda faunák vizsgálatában. Míg a *Cryptopora lovisati* csaknem teljesen hiányzott a hagyományos módszerrel gyűjtött anyagban (2%), addig ez a faj abszolút domináns volt mindkét iszapolással gyűjtött anyagban (61% és 62%). Az iszapolás jelentősen befolyásolja a minták diverzitását is: a Janssen Gyűjtemény a nagyon kis mintaméret ellenére (6 faj/26 példány) majdnem olyan változatos volt, mint a példányszámban jóval gazdagabb Pavia-Giuntelli Gyűjtemény (7 faj/99 példány) (DULAI, 2010a, 2019). Az iszapolás és a faunagazdagság összefüggését igazolta az Estepona környéki alsó pliocén anyag is, ahol 19 fajt különítettem el az iszapolással gyűjtött új anyagból, míg a korábbi hagyományos gyűjtés mindössze négy nagyobb méretű fajt mutatott ki innen (DULAI & MULDER, publikálatlan anyag);

6.14. A Brachiopoda fauna taxonómiai összetétele 3–400 méter mély környezetre utal az olaszországi Tetti Borelli lelőhelyen (*Cryptopora* és *Megerlia* dominancia). A kis számban és csaknem mindig izolált teknőkkel előforduló sekélytengeri alakok (*Lacazella*, *Joania*, *Argyrotheca*, *Megathiris*) a korábban is feltételezett jelentős átülepítés lehetőségét erősítik meg. Ugyanakkor a vékonyhájú, rendkívül törékeny *Cryptopora* példányok több mint fele kétteknős, ami arra utal, hogy ez a faj a helyben élt autochton faunaelemek közé tartozik;

6.15. A homokos/kalkarenites aljzatokra jellemző *Aphelesia-Gryphus-Terebratula* asszociáció előfordulását mutattuk ki a spanyolországi Guadix-medence Alicún szelvényében. Az alicúni brachiopodák funkcionális alkalmazkodást mutatnak a sekély, nagyenergiájú és turbulens környezethez. A trapéz alakú uniplikációt mutató, illetve biplikált mellső perem elősegíti a belégző táplálkozási áramlat elkülönülését a kilégző áramlattól;

6.16. *Lacazella* dominanciájú, de *Novocrania*, *Notosaria*, *Pliothyridina* és *Megathyriridae* fajokat is tartalmazó Brachiopoda együttest mutattam ki az ÉNy-franciaországi tortonai lelőhelyekről. Az erősen lekoptatott, többnyire izolált teknős példányok jelentős áthalmazódásra utalnak (DULAI, publikálatlan adatok);

6.17. A ránövő epibionta szervezetek egyértelmű preferenciáját mutattam ki a belgiumi alsó pliocén Brachiopoda együttesben. Az erősen bordázott *Notosaria nysti* példányokon nagyon gyakori a feregcső (és néha Bryozoa) ránövés, míg a szintén gyakori, de simahájú *Macandrevia* példányokon alig vannak ránövések (DULAI, publikálatlan adatok);

6.18. A szorosan egymás mellett, sűrű csoportokban növekedés jeleit mutattam ki a belgiumi pliocén *Notosaria* példányokon. A kiemelkedően és szokatlanul magas példányszám mellett ezt bizonyítja a sok erős növekedési vonal és a rendkívül gyakori aszimmetrikus növekedés. Nem csak az anterior peremnél, hanem már a búb közelében lévő területeken is jelentkezik az aszimmetria (DULAI, publikálatlan adatok);

6.19. A Mediterráneum (és a Középső-Paratethys) neogénjében jellegzetes *Terebratula-Aphelesia* asszociációt mutattam ki az Estepona környékén lévő alsó pliocén Brachiopoda faunában, amelyben azonban jelentős mennyiségben fordulnak elő a *Terebratulina*, *Megathiris* és *Joania* nemzetségek képviselői is;

6.20. A Villarvernia melletti Rio Vaccaruzza lelőhelyről gyűjtött gazdag felső pliocén faunában kimutattam és a Mediterráneum neogénjében első alkalommal igazoltam tengerifű (*Posidonia*) mezőhöz kapcsolódó Brachiopoda együttes jelenlétét. A *Posidonia* rhizóma szintjében rögzülő példányok elsősorban mikromorf *Megathyridae* (*Joania*, *Argyrotheca*) fajokat és elenyésző mennyiségben juvenilis *Terebratula* egyedeket képviselnek. Az olaszországi pliocén fauna paleoökológiai elemzéséhez kapcsolódva az irodalmi adatok alapján számos középső miocén középső-paratethysi Brachiopoda faunáról kimutattam, hogy nagy valószínűséggel (legalább részben) tengeri füves környezetekhez kötődhettek (például Korytnicai Agyag faunája, Radmanówka, Niechobrz, Bánd, Mecsekpölöske);

6.21. Tíz fajból álló Brachiopoda együttest azonosítottam a belgiumi alsó pliocénből (főleg Kallo lelőhely), ahol a faunaösszetétel teljesen szokatlan a többi ismert kainozoós együttesekhez viszonyítva, mivel a domináns faj a rhynchonellidákhoz tartozó *Notosaria nysti*. Általában mindenhol a Terebratulidák uralkodnak a kainozoikumban;

6.22. A Középső-Paratethys és az Északi-tengeri medence neogén Lingulidáinak átlagos $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$ értékei közötti jelentős különbség alapján kimutattuk, hogy a két tengermedencének különbözött az átlagos tengervíz hőmérséklete. A kapott eredmények az Északi-tengerben 4 ± 2 és 14 ± 1 °C közötti tengervíz hőmérsékletet jeleznek a miocénben és a pliocénben, míg a Középső-Paratethysben ez 15 ± 2 és 25 ± 2 °C között volt a középső miocénben (KOC SIS *et al.*, 2012).

6.23. A földközi-tengeri és atlanti-óceáni recens *Megathiris detruncata* példányok stabilizotópos vizsgálatával kimutattuk, hogy a faj optimális élőhely hőmérsékleti intervalluma 14–18 °C, de meg tud élni alacsonyabb (8–9 °C) és magasabb (20 °C) hőmérsékletű vizekben is (KOC SIS *et al.*, 2020).

6.24. A recens *Megathiris detruncata* faj stabilizotópos vizsgálata során kimutattuk, hogy ugyanazon példányok különböző részeinek mintái eltérő adatokat adnak, vagyis a brachiopodák anyagcseréje befolyásolja a héj egyes részeit (vital effect). A változékonyság kisebb a $\delta^{18}\text{O}$ esetében és erősebben jelentkezik a szénizotóp összetételben. A dorzális és ventrális teknők összehasonlításakor rendszerint a dorzális teknőnél voltak alacsonyabbak az értékek, ami a teknők mikroszerkezetének különbségeire utalhat (KOC SIS *et al.*, 2020).

Az értekezés témakörében megjelent publikációk

Szakkikkek

1. BITNER, M.A. & DULAI, A. (2004): Revision of Miocene brachiopods of the Hungarian Natural History Museum, with special regard to the Meznerics collection. – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **22**: 69–82.
2. DULAI, A. (2007): Zebegény, Bakókúti-bánya. Középső-miocén (badeni) mészkő, Sámsonházai Formáció. – In: PÁLFY, J. & PAZONYI, P. (szerk.): *Őslénytani kirándulások Magyar-országon és Erdélyben*. – Hantken Kiadó, Budapest, pp. 30–33.
3. DULAI, A. & MOISSETTE, P. (2007): Mátraverebély, Szentkút. Középső-miocén (alsó-badeni), Sámsonházai Formáció. – In: PÁLFY, J. & PAZONYI, P. (szerk.): *Őslénytani kirándulások Magyarországon és Erdélyben*. – Hantken Kiadó, Budapest, pp. 190–193.
4. DULAI, A. (2007): Badenian (Middle Miocene) micromorphic brachiopods from Bánd and Devecser (Bakony Mountains, Hungary). – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **24–25**: 1–13.
5. DULAI, A., BITNER, M.A. & MÜLLER, P. (2008): A monospecific assemblage of a new rhynchonellide brachiopod from the Paleocene of Austria. – *Fossils and Strata*, **54**: 193–201.
6. BITNER, M.A. & DULAI, A. (2008): Eocene micromorphic brachiopods from north-west-ern Hungary. – *Geologica Carpathica*, **59**(1): 31–43.
7. DULAI, A., HRADECKÁ, L., KONZALOVÁ, M., LESS, GY., ŠVÁBENICKÁ, L. & LOBITZER, H. (2010): An Early Eocene fauna and Flora from “Rote Kirche” in Gschliefgraben near Gmun-den, Upper Austria. – *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, **65**: 181–210.
8. DULAI, A. (2010): Early Messinian (Late Miocene) micromorphic brachiopods from Borelli (Italy, Piemonte). – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **28**: 21–31.
9. BITNER, M.A., DULAI, A. & GALÁ CZ, A. (2011): Middle Eocene brachiopods from the Szóc Limestone Formation (Bakony Mountains, Hungary), with description of a new genus. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **259**: 113–128.
10. DULAI, A. & STACHACZ, M. (2011): New Middle Miocene *Argyrotheca* (Brachiopoda; Megathyrididae) species from the Central Paratethys. – *Földtani Köz-löny*, **141**(3): 283–291.
11. DULAI, A. (2011): Late Eocene (Priabonian) micromorphic brachiopods from the Upper Austrian Molasse Zone. – *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, **41**: 295–313.
12. BITNER, M.A., DULAI, A., KOCSIS, L. & MÜLLER, P.M. (2012): *Lingula dregeri* (Brachiopoda) from the Middle Miocene of Hungary. – *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **82**: 39–43.

13. KOCIS, L., **DULAI, A.**, BITNER, M.A. VENNEMANN, T. & COOPER, M. (2012): Geochemical composition of Neogene phosphatic brachiopods: implications for ancient environmental and marine conditions. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **326–328**: 66–77.
14. **DULAI, A.** (2013): Sporadic Miocene brachiopods in Naturalis Biodiversity Center (Leiden, the Netherlands): Records from the Mediterranean, the North Sea and the Atlantic Ocean. – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **30**: 15–51.
15. **DULAI, A.** (2015): Central Paratethyan Middle Miocene brachiopods from Poland, Hungary and Romania in the Naturalis Biodiversity Center (Leiden, the Netherlands). – *Scripta Geologica*, **149**: 185–211.
16. **DULAI, A.** (2016): Sporadic Pliocene brachiopods in Naturalis Biodiversity Center (Leiden, the Netherlands): Records from the Mediterranean, and the North Sea Basin. – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **33**: 65–98.
17. **DULAI, A.** (2017): First record of Discinidae brachiopods from the Miocene of Hungary. – *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, **34**: 63–74.
18. GIANNETTI, A., BAEZA-CARRATALÁ, J.F., SORIA-MINGORANCE, J.M., **DULAI, A.**, TENT-MANCLÚS, J.E. & PERAL-LOZANO, J. (2018): New paleobiogeographical and paleoenvironmental insight through the Tortonian brachiopod and ichnofauna assemblages from the Mediterranean-Atlantic seaway (Guadix Basin, SE Spain). – *Facies*, **64**: 24.
19. **DULAI, A.** (2019): New data on the Late Miocene brachiopod fauna of Tetti Borelli (Piedmont, N Italy). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **125**(1): 125–145.
20. **DULAI, A.** & VON DER HOCHT, F. (2020): Upper Oligocene brachiopods from NW Germany, with description of a new Platidiinae genus, *Germanoplatidia* n. gen. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **126**(1): 223–248.
21. KOCIS, L., **DULAI, A.**, CIPRIANI, A., VENNEMANN, T. & YUNSI, M. (2020): Geochemistry of recent and fossil brachiopod calcite of *Megathiris detruncata* (Terebratulida, Megathyrididae): A modern baseline study to trace past environmental conditions. – *Chemical Geology*, **353**: 119335.
22. DI CENCIO, A., **DULAI, A.**, CATANZARITI, R., CASATI, S. & COLLARETA, A. (2021): First record of the brachiopod *Lingula?* from the Pliocene of Tuscany (Italy): the youngest occurrence of lingulides in the Mediterranean Basin. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **299**(3): 237–249.
23. PAVIA, G., **DULAI, A.**, FESTA, A., GENNARI, R., PAVIA, M. & CARNEVALE, G. (beadva): Palaeontological records from the Upper Pliocene marine deposits of the Rio Vaccaruzza, Villarvernia (Piedmont, NW Italy). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*,

Konferencia összefoglalók:

1. DULAI, A. & BITNER, M.A. (2005): Magyarországi miocén brachiopodák revíziója. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 8. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2005. május 18–21, Hátszeg-Őraljaboldogfalva, pp. 8–9.

2. BITNER, M.A. & DULAI, A. (2005): Revision of Middle Miocene brachiopods in the Meznerics collection (Hungary). – in: HARPER, D.A.T., LONG, S. & MCCORRY, M. (eds): Abstracts, 5th International Brachiopod Congress, Copenhagen, July 2005, p. 36.

3. DULAI, A., BITNER, M.A. & MÜLLER, P. (2005): Palaeocene monospecific rhynchonellid (Brachiopoda) assemblage from Kambühel (Austria). – in: HARPER, D.A.T., LONG, S. & MCCORRY, M. (eds): Abstracts, 5th International Brachiopod Congress, Copenhagen, July 2005, p. 38.

4. DULAI, A. & BITNER, M.A. (2006): Paleogén brachiopodák vizsgálata Ausztriában és Magyarországon. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 9. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2006. május 18–20, Ajka, pp. 11–12.

5. DULAI, A. (2006): Badeni Polyplacophora és Brachiopoda fauna a Bakonyból. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 9. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2006. május 18–20, Ajka, pp. 10–11.

6. BITNER, M.A., DULAI, A. & GALÁ CZ, A. (2007): Eocene brachiopods from the Bakony Mts, Hungary – A preliminary report. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 10. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2007. május 24–26, Budapest, p. 10.

7. BITNER, M.A. & DULAI, A. (2007): Eoceńskie ramienionogi mikromorficzne z pół-nocno-zachodnich Wę gier. – Zborník abstraktov, 8. Paleontologická konferencia, 2007 jún, Bratislava, p. 21.

8. DULAI, A. (2008): Alsó-oligocén brachiopodák Észak-Magyarországról (Noszvaj, Nagy-imány; Novaj, Nyárjas-tető). – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 11. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2008. május 22–24, Szögliget, pp. 8–9.

9. DULAI, A. (2009): Középső-Paratethysi miocén brachiopodák a leideni Naturalis Múzeum gyűjteményében. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 12. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2009. május 28–30, Sopron, p. 14.

10. DULAI, A. (2009): Late Eocene micromorphic brachiopods from Austria. – In: KYSKA PÍPÍK, R., SOTÁK, J. & STANOVÁ, S. (eds): Abstracts and guide of Excursion, 10th Anni-versary Conference of the Czech, Polish and Slovak Paleontologists, October 13–15, 2009, Banská Bystrica, Slovak Republik, pp. 11–12.

11. DULAI, A. (2010): Palaeogene brachiopods from the Late Eocene of Austria and the Oligocene of Hungary. – In: SHI, G.R., PERCIVAL, I.G., PIERSON, R.R. & WELDON, E.A. (eds): Program & Abstracts, 6th international Brachiopod Congress, 1–5 February 2010, Melbourne, Australia; Geological Society of Australia Abstracts **95**: 38–39.

12. DULAI, A. (2010): Késő-eocén (priabonai) mikromorf brachiopodák a felső-ausztriai molassz zóna fúrásaiból (Helmberg-1, Perwang-1). – Program,

Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 13. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2010. június 3–5, Csákvár, p.10.

13. DULAI, A., LESS, GY., LOBITZER, H., HRADECKÁ, L., KONZALOVÁ, M. & SVÁBENICKÁ, L. (2011): Ultrahelvéti-pikkely kora-eocén faunájának és flórájának integrált vizsgálata a felső-ausztriai Gmundenből. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2011. június 2–4, Szeged, p. 15.

14. KOCSIS, L., DULAI, A., BITNER, M.A., VENNEMANN, T. & COOPER, M. (2011): Neogén foszfátvázú brachiopodák (Lingulida) geokémiai vizsgálata: egykori klimatikus viszonyok és tengeri környezetek rekonstrukciója. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2011. június 2–4, Szeged, p. 22.

15. DULAI, A. (2013): Miocén brachiopodák a mediterrán térségből (Málta, Szicília). – In: Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 16. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2013. május 23–25, Orfű, pp. 15–16.

16. DULAI, A., ÖZCAN, E. & LESS, GY. (2014): A Trák-medence (Törökország) eocén brachiopoda faunája. – Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 17. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2014. május 29–31, Győr, p. 15.

17. DULAI, A., GATT, M., MOISSETTE, P. & JANSSEN, A.W. (2015): Oligocene and Miocene brachiopods of the Maltese Islands: taxonomy, diversity, distribution. – In: HUANG, B. & SHEN, S. (eds): The Brachiopod World. Abstracts for 7th International Brachiopod Congress, Permophiles, Newsletter of the Subcommittee on Permian Stratigraphy, Number **61**, Supplement **1**: 26–28.

18. LESS, GY., FRIJIA, G., DÁVID, Á., DULAI, A., FILIPESCU, S., GAÁL, L., HOLCOVÁ, K., MANDIC, O. & SZTANÓ, O. (2015): Dating of Central Paratethyan deposits with SIS (Sr-iso-tope stratigraphy). – In: BARTHA, I.-R., KRIVÁN, Á., MAGYAR, I. & SEBE, K. (eds): Prog-ramme, Abstracts, Field Guidebook, 6th Workshop on the Neogene of Central and South-Eastern Europe, 31 May – 3 June 2015, Orfű, Hungary; p. 53.

19. KOCSIS, L., DULAI, A. & YUNSI, M. (2016): A *Megathiris detruncata* brachiopoda faj stabilizotópgeokémiai vizsgálata az eocéntól napjainkig. – In: BOSNAKOFF, M. & VIRÁG, A. (szerk.): Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 19. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Kozárd, 2016. május 26–28, pp. 22–23.

20. KOCSIS, L., DULAI, A. & YUNSI, M. (2016): Climatic and ecological constraints using stable isotope chemistry of *Megathiris detruncata*. – Goldschmidt Conference, 26 June – 1 July 2016, Yokohama, Japan, Goldschmidt Conference Abstracts, p. 1560.

21. DULAI, A. (2017): Új Brachiopoda nemzetségek az európai neogénből. – In: VIRÁG, A. & BOSNAKOFF, M. (szerk.): Program, Előadáskivonatok, Kirándulás-vezető, 20. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Tata-Tardos, 2017. május 25–27, pp. 13–14.

22. DULAI, A. (2017): Neogene brachiopods of the North Sea Basin. – In: MELO, C.S. & ÁVILA, S.P. (Eds): Conference program and abstracts of the VI Regional Committee on Neogene Atlantic Stratigraphy: RCANS 2017, 10–13 July 2017, Ponta Delgada, Azores, Portugal, p. 31.

23. DULAI, A. (2017): New Neogene brachiopod records from the Mediterranean (Malta and Italy). – In: *Book of Abstracts of the 15th Congress of RCMNS*, 03–06 September, 2017, Athens, Greece, p. 147.

24. BAEZA-CARRATALÁ, J.F., DULAI, A., GIANNETTI, A., SORIA, J.M. & TENT-MANCLÚS, J.E. (2018): A new late Tortonian brachiopod assemblage from the Mediterranean-Atlantic seaway (Guadix Basin, SE Spain). – In: Abstract Volume of 8th International Brachiopod Congress, Permophiles, Newsletter of the Subcommittee on Permian Stratigraphy, Number **66**, Supplement **1**: 17–18.

25. DULAI, A., ÖZCAN, E. & LESS, GY. (2018): Eocene brachiopods of the Thrace Basin (NW Turkey). – In: Abstract Volume of 8th International Brachiopod Congress, Permophiles, Newsletter of the Subcommittee on Permian Stratigraphy, Number **66**, Supplement **1**: 45.

26. KOCIS, L., DULAI, A., YUNSI, M. & CIPRIANI, A. (2018): Geochemical study of *Megathiris detruncata*, a brachiopod species known since the Eocene in Europe. – In: Abstract Volume of 8th International Brachiopod Congress, Permophiles, Newsletter of the Subcommittee on Permian Stratigraphy, Number **66**, Supplement **1**: 63–64.

27. DULAI, A. (2019): *Aemula*: a kis túlélő és nagy kalandozó. – In: BOSNAKOFF, M. & FÖZY, I. (szerk.): Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 22. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2019. május 30 – június 1., Döbrönte, pp. 11–12.

Egyéb hivatkozott irodalom

BITNER, M.A., LOZOUET, P. & CAHUZAC, B. (2013): Upper Oligocene (Chattian) brachiopod fauna from the Aquitaine Basin, southwestern France and its paleoenvironmental implications. – *Geodiverzitas*, **35**(3): 579–606.

COLONNA, F. (1616): *Purpura. Hoc est de Purpura ab Animalis testaceo fusa, de hoc ipso Animalis, aliisquibus rarioribus testaceis quibusdam.* – Mascardo, Róma, IV+1–42.

KOCH, P.L., TUROSS, N. & FOGEL, M.L. (1997): The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. – *Journal of Archaeological Science*, **24**: 417–429.

PEDRAMARA, A., ZÁGORŠEK, K., BITNER, M.A., YAZDI, M., BAHRAMI, A. & MALEKI, Z. (2019): Bryozoans and brachiopods from the Lower Miocene deposits of the Qom Formation in North-East Isfahan (Central Iran). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **294**(2): 229–250.

STENZEL, H.B. (1964): Stratigraphic and paleoecological significance of a new Danian brachiopod species from Texas. – *Geologische Rundschau*, **54**: 619–631.